Jb. nass. Ver. Naturkde. **123** S. 43–63 5 Abb. 5 Taf. Wiesbaden 2002

Invertebraten-Spurenfossilien aus dem Taunusquarzit (Siegen, Unterdevon) von der „Rossel“ nahe Rüdesheim

MICHAEL SCHLIRF, MASAKAZU NARA & ALFRED UCHMAN

Taunusquarzit, Unterdevon, Invertebraten-Spurenfossilien, Taxonomie.

Kurzfassung: Aus dem unterdevonischen Taunusquarzit (Siegenstufe) wird eine gut erhaltene Invertebraten-Spurenfauna beschrieben. Das Material stammt aus eigenen Aufsammlungen am Aussichtspunkt „Rossel“ nahe Rüdesheim und der Sammlung des Naturkundemuseums in Wiesbaden. Die von DAHMER (1934, 1937, 1938) erstmals beschriebenen Spurenfossilien aus dem Taunusquarzit werden teilweise revidiert und in einem neuen modernen Kontext betrachtet. Die am häufigsten vorkommenden Spurentaxa sind *Rosselia socialis*, *Sabellarifex eifliensis*, ?*Corophioides rosei*, *Protovirgularia rugosa*, *P.* cf. *rugosa*, *P. dichotoma*, cf. *Lophoctenium*. Zusammen mit sedimentologischen Befunden werden die vorkommenden Spuren einem flachmarinen, tidal beeinflussten Milieu zugeordnet.

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung

Paläozoische flachmarine Quarzsandsteine bzw. Quarzite sind meist arm an Körperfossilien, manchmal jedoch reich an Invertebraten–Spurenfossilien. Diese Spurenfossilien sind häufig die einzigen Zeugen fossilen Lebens, wie dies auch im Falle des Unteren Taunusquarzits der Fall ist. Außer Mikrofossilien konnten bislang keine Körperfossilien im Unteren Taunusquarzit nachgewiesen werden. Umso wichtiger ist das Studium der Spurenfossilien in solchen Sedimenten, denn mit Hilfe der Spuren, die ehemalige Bewohner hinterlassen haben, lassen sich sehr verlässliche Aussagen über die vormals herrschenden Lebensbedingungen machen. In Ausnahmefällen können Spurenfossilien sogar von stratigraphischer Bedeutung sein. Vor nicht ganz 70 Jahren hatte DAHMER (1937) erstmals die Spurenfossilien aus dem Taunusquarzit systematisch bearbeitet und interpretiert. Seither wurden viele neue Erkenntnisse auf dem Gebiet der Ichnologie (Lehre der

Spuren) gewonnen, eine neue Interpretation der im Taunusquarzit vorkommenden Spurenfossilien ist daher, unter genauer Betrachtung von Typusmaterial aus dem Naturkundemuseum in Wiesbaden, längst überfällig. Vor allem unter dem Aspekt so genannter Spurenfossilassoziationen ist eine erneute Studie der Spurenfossilien sehr interessant. Bei Spurenfossilassoziationen handelt es sich um Gemeinschaften miteinander im Sediment vorkommender Spurenfossilien. Diese müssen nicht notwendigerweise gleichzeitig entstanden sein, können aber auf Grund der Zusammensetzung einer solchen Gemeinschaft diagnostisch für diverse Ablagerungsräume sein. Dieser Aspekt, zusammen mit sedimentologischen Untersuchungen, soll helfen, die vormals herrschenden Lebensbedingungen zur Zeit des Unterdevons im Taunus genauer zu erkunden.

Zu diesem Zweck wurden Spurenfossilien an der „Rossel" in der Nähe von Rüdesheim gesammelt sowie bislang teils unveröffentlichtes Material aus der Sammlung des Naturkundemuseums in Wiesbaden studiert.

2 Geologischer Rahmen

An der „Rossel" ist der Untere Taunusquarzit aufgeschlossen. Insgesamt hat der Untere Taunusquarzit eine Mächtigkeit von 270-300 m (EHRENBERG 1968). Die Gesamtmächtigkeit des Taunusquarzits kann bis zu 1000 m betragen (WALTER 1992). Der Taunusquarzit wird von quarzreichen, schräggeschichteten Sandsteinen mit Tonzwischenlagen aufgebaut und wurde unter flachmarinen Bedingungen abgelagert. Von der Basis des Taunusquarzits zum Hangenden hin findet eine Entwicklung statt, die als zunehmende Vertiefung des Beckens bzw. als immer größere Entfernung des Ablagerungsraumes zum Liefergebiet (Land) zu deuten ist. Dies kommt durch die den Taunusquarzit überlagernden Hunsrückschiefer, die unter ruhigen marinen Bedingungen zur Ablagerung kamen, sehr gut zum Ausdruck.

3 Der Taunusquarzit an der „Rossel" und sein Ablagerungsraum

Wie der Name „Rossel" (Schutt) schon andeutet, sind die Aufschlussverhältnisse an dieser Lokalität nicht die besten. Große Bereiche des Taunusquarzits sind unter Hangschutt vergraben oder durch Bodenauflage nicht zugänglich. Dennoch sind immer wieder vereinzelte Profilabschnitte gut im Anstehenden zu beobachten und können sedimentologisch aufgenommen werden. Generell handelt es sich um eine Wechsellagerung von gut sortierten, bis 50 cm mächtigen, planar bzw. trogförmig schräggeschichteten Mittel- bis Feinsandsteinen mit bis zu 3 cm mächtigen Ton/Silt–Lagen. Die Schrägschichtungsblätter der Sandsteine sind gelegentlich mit Tonhäutchen überzogen; dies ist ein Hinweis auf Tideneinfluss. Die Oberflächen der Sandsteinkörper zeigen Wellenrippel, ein Anzeichen für Wellenbeeinflussung. Diese heterolithischen Wechselfolgen können in Zyklen

zusammengefasst werden. In jedem dieser Zyklen werden die einzelnen Bänke von der Basis zum Hangenden hin feinkörniger und die Bankmächtigkeit nimmt im Verlauf nach oben ab. Solch eine Entwicklung ist, wie schon die Tonhäutchen auf den Schrägschichtungsblättern, ein Indiz für tidal beeinflusste Ablagerungsbedingungen. Die durchgehend mehr oder weniger gleichbleibende Mächtigkeit der einzelnen Sandsteinbänke im untersuchten Profilabschnitt deutet darauf hin, dass es sich nicht um Rinnenablagerungen, sondern um so genannte Schichtablagerungen handelt. Dieser Umstand wiederum deutet darauf hin, dass die Sedimente nicht in einem subtidalen beziehungsweise intertidalen Rinnensystem abgelagert wurden, sondern in einer Gezeitenebene (DALRYMPLE 1992). Die von uns gemachten Beobachtungen und Interpretationen decken sich sehr schön mit denen von HAHN (1990). Dort werden ähnliche Abfolgen aus verschiedenen Profilen des Taunusquarzits sedimentologisch bearbeitet und ebenfalls als tidal beeinflusste Ablagerungen gedeutet (HAHN 1990: S. 105-108).

4 Systematische Ichnologie

Die Belegstücke zu den hier beschriebenen Spurenfossilien befinden sich in der Naturwissenschaftlichen Sammlung des Museums in Wiesbaden (NW-) oder in der Sammlung des Instituts für Paläontologie der Universität Würzburg (PIW2002VI-). Synonymien verstehen sich nicht als vollständig, sondern beziehen sich bis auf eine Ausnahme ausschließlich auf die Arbeiten DAHMERS (1937, 1938). Bezeichnungen wie proximal oder distal sind stratinomisch zu verstehen, wobei proximal gleich oben und distal gleich unten ist. Epi-, Hypo- und Vollrelief bezeichnen die stratinomische Beziehung einer Spur zum sie umgebenden Sediment (Abbildungen 1 und 2). Der Unterschied zwischen Spurenbegrenzung und Wandauskleidung ist der Abbildung 3 zu entnehmen.

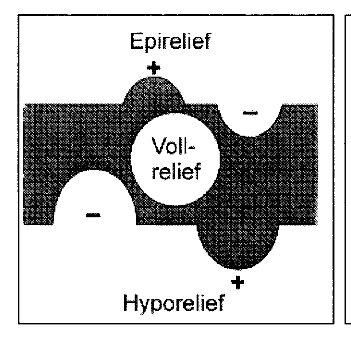


Abbildung 1: Stratinomische Klassifikation von Spurenfossilien; + steht für positiv, - steht für negativ (verändert nach SEILACHER 1964)

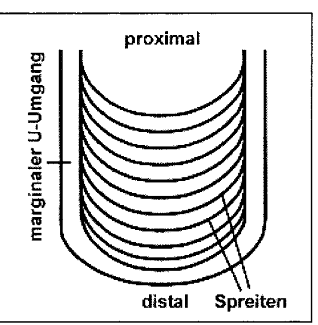


Abbildung 2: U-förmiger Spreitenbau mit Bezeichnungen der vorkommenden Elemente

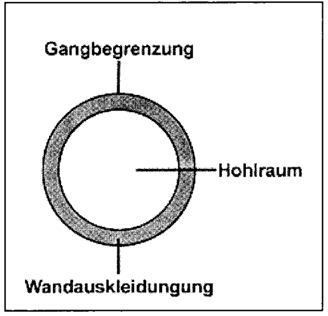


Abbildung 3: Bezeichnungen für Gangbegrenzung und -wandung (nach BROMLEY 1999)

Vertikal orientierte Spuren

***Rosselia socialis* Dahmer, 1937**

Tafel 1, Figuren 1 – 5

v 1937 *Rosselia socialis* n. g. n. sp. – Dahmer: 532, Abb. 2, Taf. 31, Fig. 2–4, Taf. 32, Fig. 1.

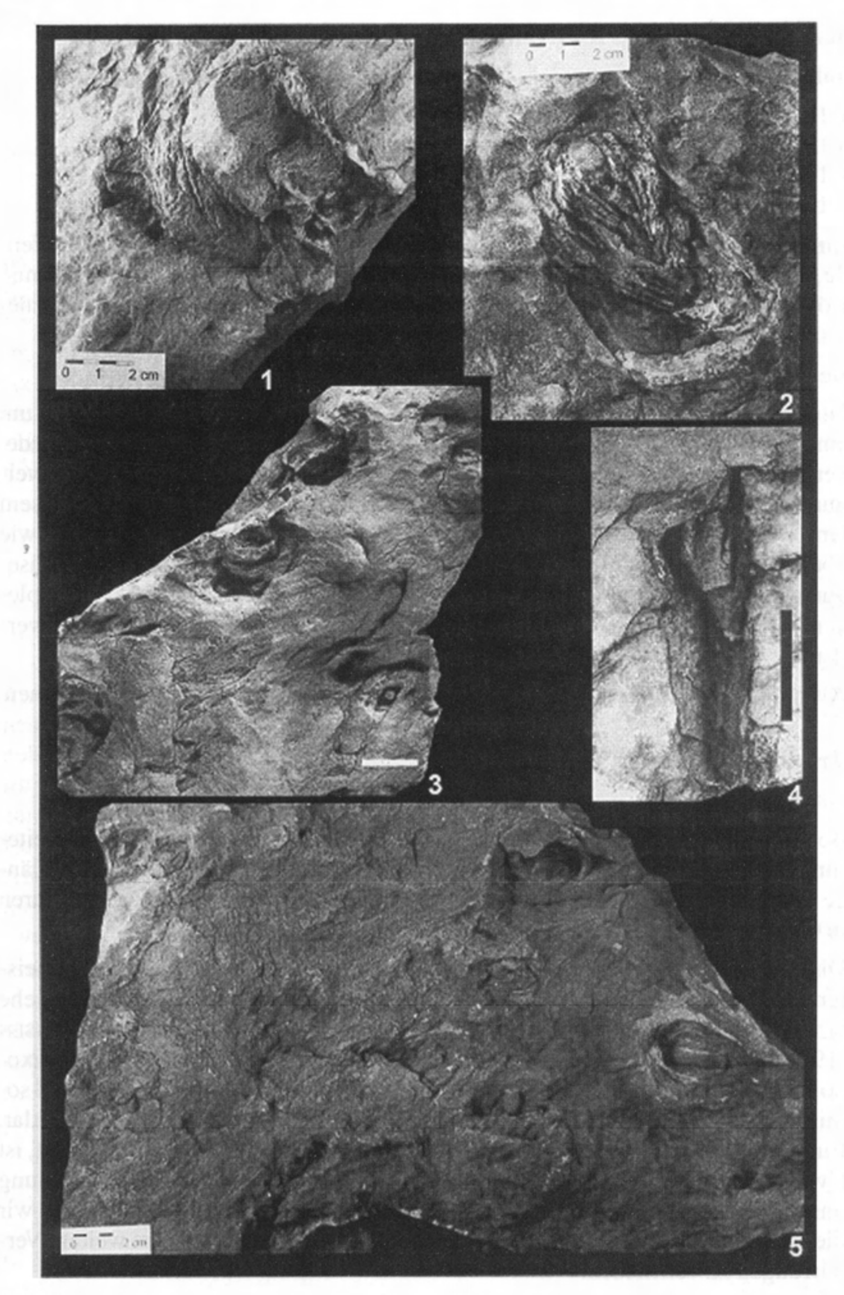
v 1938 *Rosselia socialis* Dahmer – Dahmer: 74, Abb. 13–16.

Beschreibung: Vertikal bis schräg orientierte, leicht gebogene, sich nach unten (distal) hin verjüngende Spuren mit rundem bis elliptischem Querschnitt; proximaler Teil spindelförmig mit zentral oder dezentral gelegener Röhre, umgeben von konzentrisch angeordneten Sedimentlagen; Spurenfüllung ähnlich Umgebungssediment; konzentrische Lagen zeigen unterschiedlichen Tongehalt. Maximaler Durchmesser Spindel: 4–10 cm, maximaler Durchmesser zentrale/dezentrale Röhre: 0,4–0,6 cm, Gesamtlänge der Spur mindestens 10 cm; auf Schichtoberflächen gelegentlich Zone deformierten Sediments um den Spindelbereich zu beobachten; Mächtigkeit dieser Zone maximal 1 cm. Erhaltung: Vollrelief.

Diskussion: Die Größenunterschiede bei den vorkommenden Stücken von *Rosselia socialis* können entweder auf unterschiedliche ontogenetische Stadien der Produzenten zurückgehen oder aber auch ein Artefakt sein, das auf Erosion zurückzuführen ist. Dies bedeutet, es ist nur noch der distalere Bereich der Spur übrig, was in einem geringeren Durchmesser resultiert. *Rosselia* umfasst Spuren verschiedener Morphologien. So haben beispielsweise Uchman & Krenmayr (1995) große, lange, schräg verlaufende, sich distal graduell verjüngende Formen von *Rosselia* aus dem Miozän Österreichs beschrieben. Ähnliche Formen werden aus der Oberkreide New Jerseys beschrieben (Martino & Curran 1990). Nara (1995, 1997) berichtet von großen, langen, vertikalen, gestapelten Formen aus dem Pleistozän Japans, die alle in Sandsteinen zu finden sind; die Spuren selbst jedoch sind mit Tonen verfüllt. Formen aus dem Kambrium von Grönland sind steil schräg verlaufend, sehr klein und mit Sand verfüllt (Pickerill & Peel 1990). Bei einer noch ausstehenden detaillierten taxonomischen Bearbeitung des Ichnogenus *Rosselia* wird diesen Umständen noch Rechnung getragen werden müssen (Nara, Schlirf & Uchman in Vorb.).

Rosselia Dahmer ist ein weltweit häufig auftretendes Spurenfossil und ist vorwiegend aus flachmarinen siliziklastischen Ablagerungsräumen bekannt; seine stratigraphische Verbreitung reicht vom Kambrium bis ins Pleistozän. Die Taxonomie sowie die fazielle Verbreitung von *Rosselia* wurden ausführlich von Uchman & Krenmayr (1995) behandelt.

Als wahrscheinlichste Erzeuger von *Rosselia* sind Terebelliden, Seeanemonen oder Anneliden zu nennen. Die Lebensweise der Erzeuger kann vielfältiger Natur sein: Detritus-, Sediment- und/oder Suspensionsfresser (zusammengefasst in Schlirf 2000).



Tafel 1:
Figuren 1-5) ***Rosselia socialis*** **DAHMER, 1937**, Vollreliefs; Maßstab 2 cm. Figuren 1 u. 2) schräg von oben; Figuren 3 u. 5) von oben; Figur 4) von der Seite

Sabellarifex eifliensis **Richter, 1921**

Tafel 2, Figuren 1–2

v 1920 *Sabellarites eifliensis* – Richter: 215f., Fig. 1, 3, 4.
v 1921 *Sabellarifex eifliensis* – Richter: 50.
v 1937 *Sabellarifex eifliensis* (Richter, 1920) [sic] – Dahmer: 535.
v 1938 *Sabellarifex eifliensis* (Richter, 1920) [sic] – Dahmer: 72.

Emendierte Diagnose: Vertikal orientierte, gerade bis leicht gekrümmt verlaufende, gelegentlich verzweigende, in hoher Dichte vorkommende, sehr dünne Röhren mit rundem Querschnitt; Durchmesser: 0,1-0,2 cm; Spurenfüllung generell aus feinerem Material bestehend als umgebendes Sediment.

Beschreibung: Wie in Diagnose angegeben. Erhaltung: Vollrelief.

Diskussion: Auf den ersten Blick scheint es sich bei *Sabellarifex eifliensis* um eine Art von *Skolithos* zu handeln, *Skolithos* jedoch ist eine nicht verzweigende, vertikale Röhre. Das Typusmaterial von *Sabellarifex* zeigt gelegentlich Verzweigungen, was vom Erstbearbeiter Richter (1920) übersehen wurde. Aus diesem Grund wird die Zuordnung Dahmers beibehalten, die Diagnose jedoch muss, wie oben erfolgt, emendiert werden. Daraus ergeben sich auch taxonomische Konsequenzen für die Gattung *Sabellarifex* als solche. Diese sind jedoch von komplexer Natur und können im Rahmen der hier vorliegenden Arbeit nicht geklärt werden.

Als mögliche Produzenten von *Sabellarifex* sind polychaete Würmer anzunehmen.

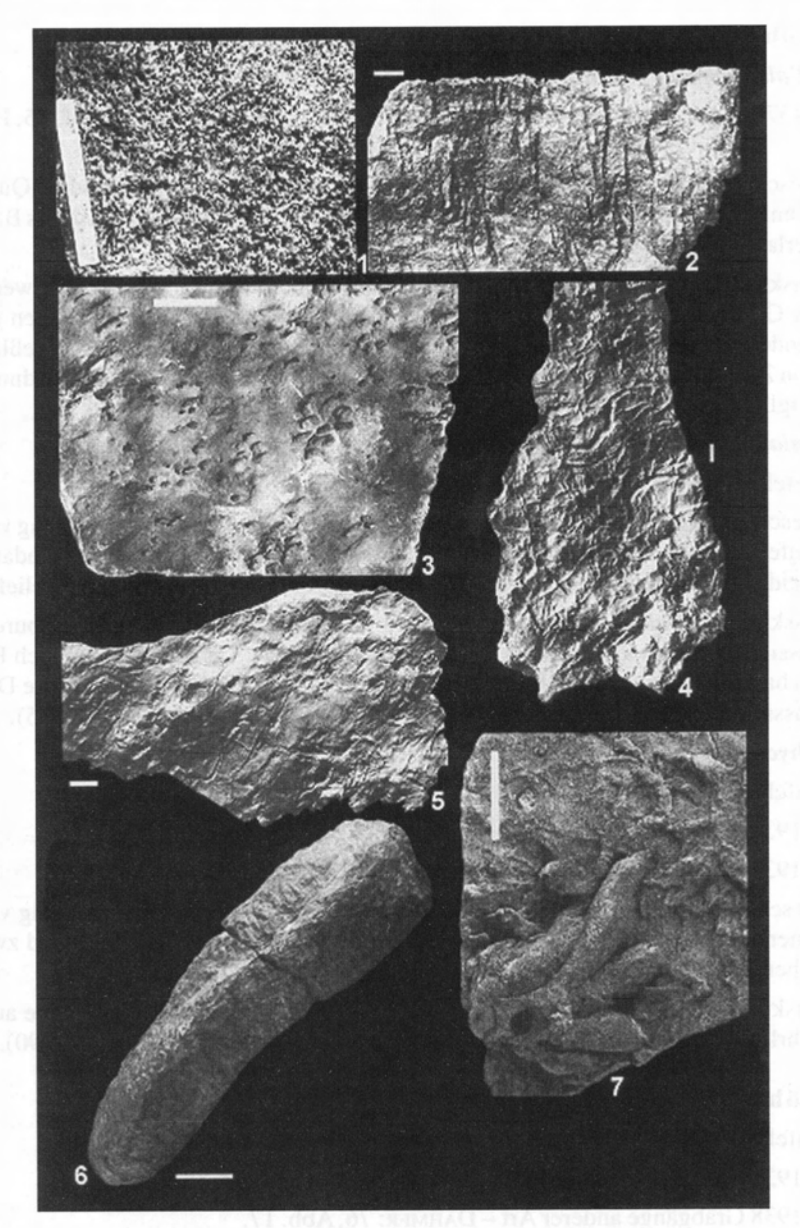
Trichterförmige Spuren indet.

Tafel 2, Figur 3

Beschreibung: Dünne, vertikal orientierte Röhren mit trichterförmiger Erweiterung am Top. Trichterbereich an der breitesten Stelle 0,5–1 cm breit; Gesamtlänge der Spuren: 5–10 cm. Auf einigen Schichtflächen Anhäufungen dieser Spuren in Gruppen mit bis zu 10 Exemplaren. Erhaltung: Vollrelief.

Diskussion: Spuren dieser Art werden häufig zu *Monocraterion* gestellt; die meisten Exemplare von *Monocraterion* sind jedoch synonym mit *Skolithos* (siehe Schlirf 2000); das Typusmaterial von *Monocraterion* Torell wurde von Jensen (1997) abgebildet und neu bearbeitet, leider konnten von Jensen wichtige taxonomische Merkmale dieser Spurengattung nicht herausgearbeitet werden und somit bleibt die systematische Stellung von *Monocraterion* bis auf weiteres unklar. Ein weiteres Taxon, das für Spuren dieser Form häufiger Verwendung findet, ist *Cylindrichnus*, doch leider ist auch bei diesem Taxon die systematische Stellung unsicher und Typusmaterial bislang nicht bekannt. Aus diesem Grund lassen wir die systematische Stellung der hier beschriebenen Spuren offen, um weitere Verwirrungen zu vermeiden.

Die Produzenten der trichterförmigen Spuren waren wahrscheinlich Würmer oder Phoroniden, die sich als Suspensionsfresser ernährten.



Tafel 2:
Figuren 1 u.2) ***Sabellarifex eifliensis*** **Richter, 1921**, Vollreliefs. Figur 1) von oben; Figur 2) von der Seite, Maßstab 1 cm; Figur 3) trichterförmige Spuren, Vollrelief; Maßstab 2 cm; von oben; Figuren 4 u. 5) ***Palaeophycus tubularis*** **Hall, 1847**, positive und negative Epireliefs, Maßstab 1 cm, von oben; Figur 6) röhrenförmige **Spur indet**., Vollrelief, Maßstab 2 cm, wahrscheinlich von unten; Figur 7) ***Phycodes*** **isp**. Vollrelief, Maßstab 1 cm, von unten

Röhrenförmige, horizontal orientierte Spuren

?*Palaeophycus serratus* MCCANN, 1993

1937 Kriechspuren von Insektenlarven (?) – DAHMER: 529, Abb. 1, Taf. 35, Fig. 3.

Beschreibung: Gerade, kurze, horizontal verlaufende Röhren mit rundem Querschnitt; Wandauskleidung auf Außenseite mit senkrecht zur Längsachse des Baus verlaufenden Streifen.

Diskussion: Dieses von DAHMER (1937) beschriebene Spurenfossil konnte weder im Gelände noch in der Sammlung des Naturkundemuseums in Wiesbaden gefunden werden. Unsere Informationen über diese Spur stammen ausschließlich von Zeichnungen und Beschreibungen DAHMERS (1937), daher ist die Zuordnung fraglich.

***Palaeophycus tubularis* HALL, 1847**

Tafel 2, Figuren 4–5

Beschreibung: Röhrenförmige, horizontal orientierte, gerade bis leicht kurvig verlaufende Spuren mit rundem Querschnitt; deutlich ausgebildete, dünne Wandauskleidung, scharfe Baubegrenzung. Erhaltung: positives und negatives Epirelief.

Diskussion: *Palaeophycus* ist ein Fazies-übergreifend vorkommendes Spurenfossil, für dessen Erzeugung karnivore oder omnivore Tiere, wahrscheinlich Polychaeten (PEMBERTON & FREY 1982), in Frage kommen. Eine ausführliche Diskussion zu diesem Spurentaxon findet sich in KEIGHLEY & PICKERILL (1995).

***Phycodes* isp.**

Tafel 2, Figur 7

v 1937 Kothaufen eines Sedimentfressers – DAHMER: 537, Taf. 35, Fig. 10.

v 1938 Exkremente eines Sedimentfressers – DAHMER: 78, Abb. 23.

Beschreibung: Fünf zylindrische, leicht gekrümmte Röhren, die fächerartig von einem zentralen Punkt ausgehend angeordnet sind. Röhren 1 cm breit und zwischen 2 und 5 cm lang. Erhaltung: positives Hyporelief.

Diskussion: *Phycodes* wird als Fressbau von Anneliden interpretiert. Eine ausführliche Diskussion zu *Phycodes* findet sich bei FILLION & PICKERILL (1990).

Röhrenförmige Spur indet.

Tafel 2, Figur 6

v 1937 Ausfüllung eines Grabganges – DAHMER: 535 Taf. 35, Fig. 4.

v 1938 Grabgänge anderer Art – DAHMER: 76, Abb. 17.

Beschreibung: Großer, leicht gebogener, zylindrischer Bau, auf der Außenseite mit undeutlichen, kleinen, unregelmäßigen Graten. Gesamtlänge der Spur: 14 cm, Breite: 3,5–4 cm; Grate 0,3–0,5 cm lang und bis zu 0,2 cm breit. Erhaltung: Vollrelief.

Diskussion: Bei dieser Spur handelt es sich höchstwahrscheinlich um einen Bau eines Arthropoden. Die Grate auf der Außenseite können als Kratzer interpretiert werden, die vom Erzeuger beim Ausschachten des Baus produziert wurden. Solche Phänomene sind von anderen Spuren sehr gut bekannt (siehe auch SCHLIRF 2000).

Mäandrierende Spuren

Helminthopsis isp.

Tafel 3, Figur 1

1934 Kriechspuren – DAHMER: 83, Taf. 9, Fig. 1.

Beschreibung: Eingeschnittene, ungleichmäßig verlaufende Mäander; Breite der Spur 0,3–0,6 cm, Amplitude der Mäander 2–4 cm, Wellenlänge 0,7–2 cm. Erhaltung: negatives Epirelief.

Diskussion: Spuren dieser Form werden als Kriech- (Repichnia) und/oder Weidespuren (Pascichnia) interpretiert. Han & Pickerill (1995) sowie Wetzel & Bromley (1996) haben diese Spur in jüngerer Zeit detailliert diskutiert.

?*Nereites galladei* DAHMER, 1937

Tafel 3, Figur 2; Abbildung 4

v 1937 *Nereites galladei* n. sp. – DAHMER: 530, Taf. 35, Fig. 2.

v 1938 *Nereites galladei* DAHMER – DAHMER: 68, Abb. 5.

Beschreibung: Gewundene, bilobate Spur, aufgebaut aus zwei Loben, getrennt durch eine schmale Furche; flach elliptisch im Querschnitt; einzelne Loben bestehen aus leicht sichelförmigen, schmalen Wülsten. Länge der Spur: 16 cm, Breite: maximal 2 cm. Erhaltung: wahrscheinlich positives Epirelief (schwierig zu klären, da nur das Originalstück aus der Sammlung des Naturkundemuseums zur Verfügung stand und eine eindeutige stratinomische Position der Spur nicht geklärt werden konnte).

Diskussion: Bei *Nereites* handelt es sich um die Spur eines Sedimentfressers, aufgebaut aus einer median liegenden Kotschnur, die von aufgearbeitetem Sediment umgeben ist (Abbildung 4). *Nereites* wird ausführlich bei UCHMAN (1995) diskutiert. Beim hier vorliegenden Material ist kein medianer Kotstrang zu erkennen, aus diesem Grund erfolgt die Zuordnung zu *Nereites* nur unter Vorbehalt.

U-förmige Spuren

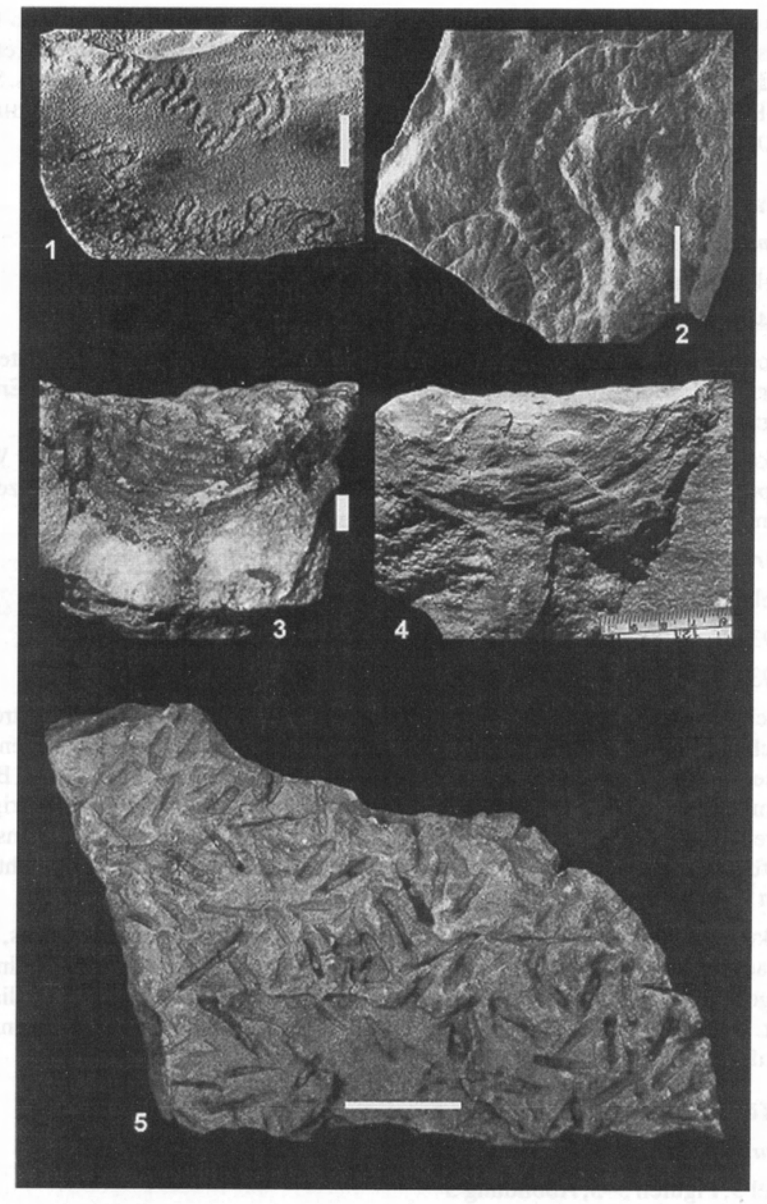
?*Corophioides rosei* DAHMER, 1937

Tafel 3, Figuren 3–5; Abbildung 5

v 1937 *Corophioides rosei* n. sp. – DAHMER: 533, Taf.. 31, Fig.1, Taf. 34, Fig. 1–6.

v 1938 *Corophioides rosei* DAHMER – DAHMER: 69, Abb. 6–12.

Beschreibung: Breite, nicht sehr tief in das Sediment hineinreichende, vertikal orientierte U–Baue mit dicker Spreite; größtes Exemplar 11 cm breit, 4,5 cm tief;



Tafel 3:
Figur 1) ***Helminthopsis* isp.,** negatives Epirelief, von oben, Maßstab 1 cm; Figur 2) **?*Nereites galladei* DAHMER, 1937,** Vollrelief, von oben, Maßstab 2 cm; Figur 3-5 **?*Corophioides rosei* Dahmer, 1937,** Vollreliefs; Figur 3) von der Seite, Maßstab 1 cm, in der Mitte des unteren Bilddrittels ist der vom marginalen U-Umgang aus gehende, nach unten führende Gang zu sehen; Figur 4) von der Seite; Figur 5) hantelförmiges Erscheinungsbild von oben

kleinstes Exemplar 3,5 cm breit, 2,6 cm tief; einige Stücke mit basalem Tunnel vom unteren Bereich des marginalen U–Umgangs aus nach unten gehend (Tafel 3, Figuren 3 u. 4). Auf Schichtflächen im Querschnitt hantelförmiges Erscheinungsbild (Tafel 3, Figur 5). Erhaltung: Vollrelief.

Diskussion: FÜRSICH (1974) stellte *Corophioides* als jüngeres Synonym zu *Diplocraterion*; die meisten Arten von *Corophioides* wurden von diesem Autor zu *D. polyupsilon* (SMITH) gestellt. Der in den hier bearbeiteten Stücken wiederholt beobachtete basale, nach unten gerichtete Tunnel (Abbildung 5) widerspricht der Diagnose von *Diplocraterion* (senkrechte U-Baue mit Spreiten). Aus diesem Grund wird die generische Zuordnung in Frage gestellt und die von DAHMER (1937) benutzte Bestimmung bis auf weiteres beibehalten. Um die Gattungszugehörigkeit entgültig zu klären, bedarf es einer eingehenden Revision der Gattungen *Diplocraterion* und *Corophioides*, was den Rahmen der hier vorliegenden Arbeit allerdings sprengen würde.

Bei U-förmigen Spreitenbauen dieser Art geht man von Suspensionsfressern (Anneliden, Crustaceen) als Erzeuger aus.

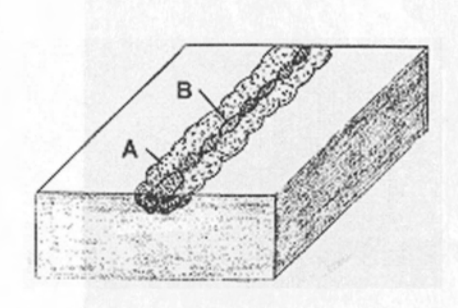


Abbildung 4: Rekonstruktionszeichnung von *Nereites* und den wichtigsten morphologischen Merkmalen dieser Spur; A) Zone durchwühlten Sediments, B) perlschnurartiger, median gelegener Kotstrang; ohne Maßstab (nach UCHMAN 1995)

Abbildung 5: Rekonstruktionszeichnung von ?*Corophioides rosei*; ohne Maßstab

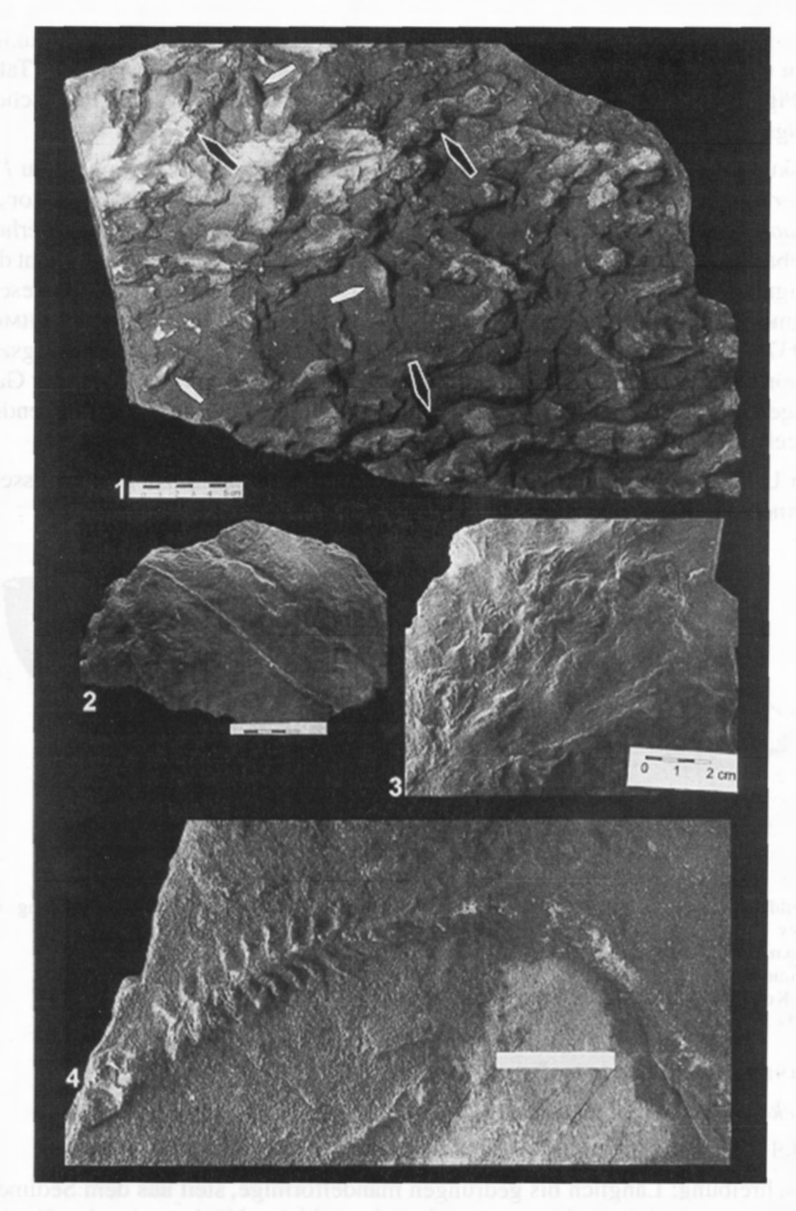
Zusammengesetzte horizontale Spuren

Lockeia siliquaria JAMES, 1879

Tafel 4, Figur 1

Beschreibung: Länglich bis gedrungen mandelförmige, steil aus dem Sediment herausragende, bilateral symmetrische, glatte, kleine Höcker; einzelne Höcker 3,5–4,5 cm lang, 1,5–2 cm breit und 1,5–2 cm hoch. Erhaltung: positives Hyporelief.

Diskussion: *Lockeia siliquaria* wird meist als Ruhespur von Muscheln in marinen wie auch nichtmarinen Milieus interpretiert (SEILACHER & SEILACHER 1994). Die



Taf. 4:
Figur 1) ***Lockeia siliquaria*** **JAMES, 1879** und ***Lockeia*** **isp**., mit weißen Pfeilen sind Exemplare von *Lockeia* isp. gekennzeichnet; mit schwarzen Pfeilen sind Exemplare von *L. siliquaria* gekennzeichnet, positive Hyporeliefs, von unten; Figuren 2 u. 3) **cf.** ***Lophoctenium*** **isp**., positive Hyporeliefs, von unten, Maßstab 2 cm; Figur 4) ***Protovirgularia dichotoma*** **(M'COY, 1850)**, positives Hyporelief, von unten, Maßstab 2 cm, vom linken zum rechten Bildrand wird das Erscheinungsbild der Spur immer undeutlicher

ältesten bisher bekannten Spuren vom Typ *Lockeia* wurden von FILLION & PICKERILL (1990) aus fraglich spätkambrischen Sedimenten beschrieben. Neben Muscheln werden auch kleine Crustaceen (Conchostraken) als mögliche Erzeuger genannt (BROMLEY & ASGAARD 1979, POLLARD 1981). Eine Unterscheidung zwischen mehr gedrungeneren Formen, als *L. amygdaloides* (SEILACHER, 1953) bezeichnet, und mehr elongaten Formen, als *L. siliquaria* bezeichnet, wurde von SCHLIRF et al. (2001) in Frage gestellt und als Konsequenz *L. amygdaloides* als jüngeres Synonym zugunsten von *L. siliquaria* eingezogen.

?*Lockeia* isp.

Tafel 4, Figur 1

Beschreibung: Teilweise sich überlappende, elongate sowie gestauchte Höcker, teilweise mandelförmig; Höcker 1,5–2 cm lang und 0,5–0,7 cm breit. Erhaltung: positives Hyporelief.

Diskussion: Auf Grund der nur mäßigen Erhaltung ist eine genauere Bestimmung nicht möglich. Von *Planolites*–artigen Spuren ist ?*Lockeia* isp. durch die gelegentlich auftretende Mandelform zu unterscheiden.

cf. *Lophoctenium* isp.

Tafel 4, Figuren 2–3

Beschreibung: Zwei fast symmetrische Fächer aus kleinen, gebogenen Wülsten, die sich um einen kleinen Höcker anordnen. Länge 4 cm, Breite 3,2 cm. Erhaltung: positives Hyporelief.

Diskussion: Die fächerförmig angeordneten Wülste erinnern stark an die von FU (1991) ausführlich diskutierte Spur *Lophoctenium*. Die hier beschriebene Form ist verbunden mit *Protovirgularia* cf. *rugosa* und daher höchstwahrscheinlich auch von einer Muschel erzeugt. Bei *Lophoctenium* sensu stricto handelt es sich jedoch nach bislang geltender Lehrmeinung um sich verlagernde, zylindrische Gänge. Ob dies tatsächlich der Fall ist oder ob es sich beim Typusmaterial von *Lophoctenium* auch um von Muscheln erzeugte Eindrücke handelt, muss noch geklärt werden. Aus diesem Grund erfolgt unsere Stellung zu *Lophoctenium* nur unter Vorbehalt. EKDALE & BROMLEY (2001) haben erstmals eine zusammengesetzte Spur aus *Lockeia*, *Protovirgularia* und *Lophoctenium* beschrieben, die der von uns hier beschriebenen Spur sehr ähnlich ist.

***Protovirgularia dichotoma* M'COY, 1850**

Tafel 4, Figur 4

v 1937 Koprolithen – DAHMER: 536, Taf. 35, Fig. 8.

v 1938 Koprolithen. Fisch-Exkremente (?) – DAHMER: 76, Abb. 21.

Beschreibung: Leicht gebogener fischgrätenförmiger Rücken, vom einen zum anderen Ende hin undeutlicher werdend. Gesamtlänge 14 cm, Breite 1,2 cm. Erhaltung: positives Hyporelief.

Diskussion: Bei dieser Spur handelt es sich ausschließlich um das Resultat einer Fortbewegung einer Muschel. Das undeutlicher werden vom einen zum anderen Ende ist als leicht ansteigende Verlagerung der Fortbewegungsrichtung nach oben hin zu deuten. Daraus resultiert ein immer undeutlicher werdendes Relief der Spur auf der Schichtunterseite.

***Protovirgularia rugosa* (MILLER & DYER, 1878)**

Tafel 5, Figuren 1 u. 3

v 1937 Koprolithen – DAHMER: 536, Taf. 35, Fig. 5–7.

v 1938 Koprolithen. Fisch-Exkremente (?) – DAHMER: 76, Abb. 18–20.

Beschreibung: Anordnung sehr weitschenkliger, V-förmiger Elemente, die durch einen medianen zylindrischen Strang zu einer Art fischgrätenförmigen Rücken verbunden sind; mit einem glatten, mandelförmigen Höcker an einem Ende. Rücken bis zu 7 cm lang und 1,5cm breit; Höcker bis zu 4 cm lang und 2,2 cm breit. Erhaltung: positives Hyporelief.

Diskussion: Bei den glatten Höckern handelt es sich um den Abdruck einer Muschelschale und bei den fischgrätenartigen Rücken um die aufeinenderfolgenden Eindrücke die ein Spaltfuß einer Muschel bei deren Fortbewegung hinterlassen hat. SEILACHER & SEILACHER (1994) haben die Spurengattung *Protovirgularia* revidiert und anhand von Aquariumsversuchen in eindrucksvoller Weise gezeigt, wie die verschiedenen Arten dieser Gattung entstehen können. Bei ihrer Revision haben die genannten Autoren nicht nur, wie bis dahin üblich, fischgrätenartige Halbreliefs zu *Protovirgularia* gestellt, sondern auch zahlreiche, unter anderem Namen veröffentlichte Formen von Vollreliefs (siehe hierzu auch UCHMAN 1998). *P. rugosa* wird von SEILACHER & SEILACHER (1994) als Mischform aus einer Ruhespur (mandelförmiger Höcker – in Analogie zu *Lockeia*) und einer Fluchtspur (sehr prägnanter fischgrätenförmiger Rücken) interpretiert. Unterstützt wird diese These von der Beobachtung, dass sich *P. rugosa* zumeist auf Schichtunterseiten von Tempestiten (Sturmablagerungen) befinden; das heißt, die Spur stellt eine Reaktion einer Muschel auf ein plötzliches Sedimentationsereignis dar. *P. rugosa* ist vom Unterdevon (DAHMER 1937) bis ins Miozän (D'ALLESANDRO 1982) bekannt.

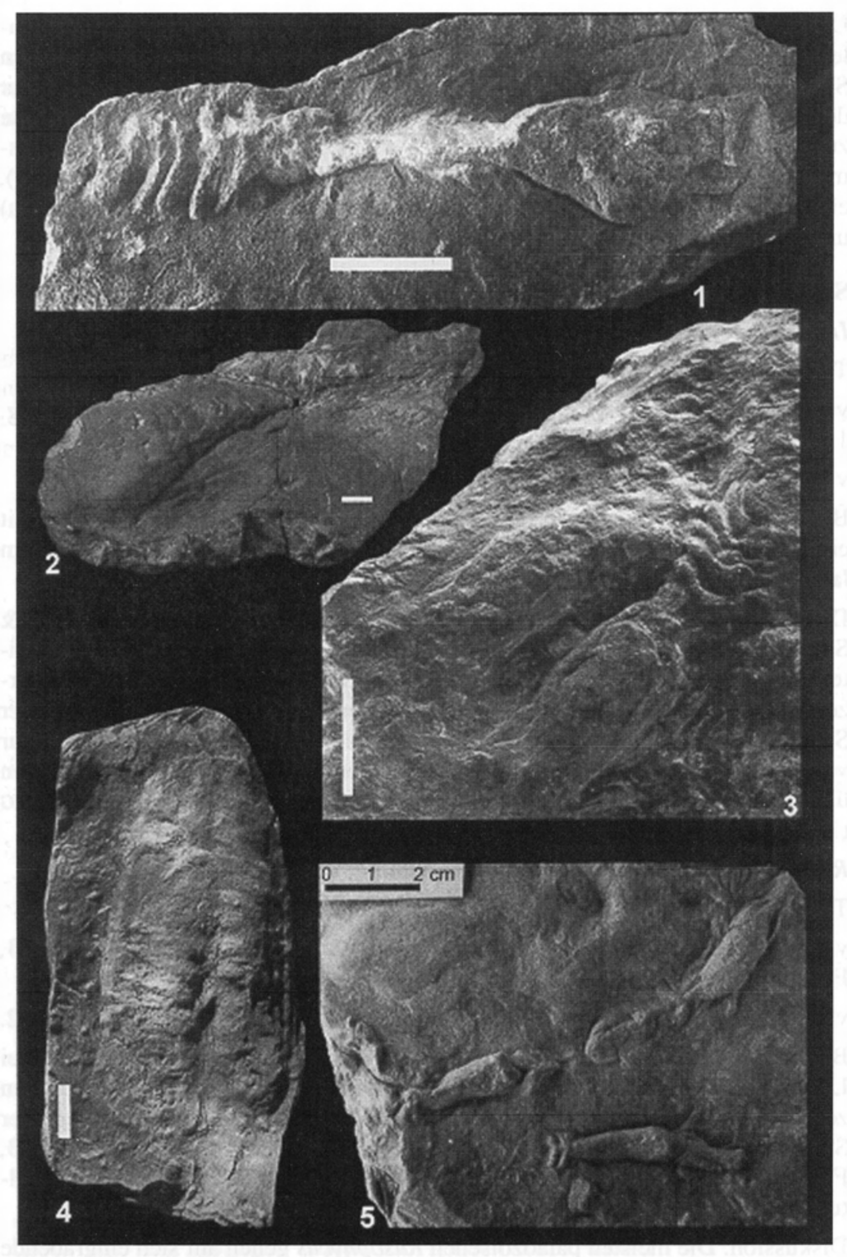
***Protovirgularia* cf. *rugosa* (MILLER & DYER, 1878)**

Tafel 5, Figur 5

v 1937 Koprolithen – DAHMER: 536, Taf. 35, Fig. 9.

v 1938 Koprolithen. Fisch-Exkremente (?) – DAHMER: 76, Abb. 22.

Beschreibung: Generelle Morphologie sehr ähnlich zu *Protovirgularia rugosa*, im Unterschied dazu jedoch etwas schlechter erhalten; mandelförmige Höcker, nur sehr kurz ausgebildeter fischgrätenartiger Rücken mit fächerartig angeordneten kleinen, leicht gebogenen Runzeln. Gesamtlänge der Spur maximal 7 cm, maximale Breite 2 cm. Erhaltung: positives Hyporelief.



Tafel 5:
Figuren 1 u. 3) ***Protovirgularia rugosa*** **(Miller & Dyer, 1878)**, positives Hyporelief, von unten, Maßstab 2 cm; Figuren 2 u. 4) ***Rusophycus*** **isp.,** positives Hyporelief, von unten, Maßstab 1 cm; Figur 5) ***Protovirgularia rugosa*** **(Miller & Dyer, 1878)**, positives Hyporelief, von unten

Diskussion: In Analogie zu *Protovirgularia rugosa* werden der Höcker als Schaleneindruck, der fischgrätenartige Rücken als Fortbewegungsspur durch den Spaltfuß und die leicht gebogenen Runzeln als Eindrücke der Labialpalpen oder des Siphos einer Muschel interpretiert. Demnach ist diese Spur eine so genannte zusammengesetzte Spur. Spuren dieser Art spiegeln verschiedene Verhaltensmuster wider. So beinhaltet diese Spur einen Ruhepart (mandelförmiger Höcker), einen Fressvorgang beziehungsweise Suche nach Nahrung (gebogene Runzeln) und Fortbewegung (fischgrätenförmiger Rücken).

Spuren ohne übergeordnete Form

Incisiphex rhenanus DAHMER, 1937

Tafel 5, Figur 2

v 1937 *Incisiphex rhenanus* n. g. n. sp. DAHMER: 525, Taf. 32, Fig. 2, Taf. 35, Fig. 1

v 1938 *Incisiphex rhenanus* DAHMER – DAHMER, 66, Abb. 1–2.

Beschreibung: Zwei oder drei Reihen schräg und eng angeordneter Furchen mit einer maximalen Gesamtlänge von 10 cm, Breite 2 cm; einzelne Furchen bis 1 cm lang. Erhaltung: positives Hyporelief.

Diskussion: Diese Struktur ist als so genannte Unterspur erhalten (GOLDRING & SEILACHER 1971). DAHMER (1937) interpretierte seinerzeit diese Spur als Trilobitenspur, aber andere Arthropoden kommen für Spuren dieser Art ebenfalls als Erzeuger in Frage. Die hier beschriebene Spur könnte möglicherweise auch zu der Spurengattung *Diplichnites* gestellt werden. Da nur zwei Exemplare dieser Spur vorliegen, kann dieses Problem nicht gelöst werden. Ausführliche Diskussionen über *Diplichnites* finden sich bei SEILACHER (1955), OSGOOD (1970), RINDSBERG (1994) und BUATOIS et al. (1995).

Rusophycus isp.

Tafel 5, Figur 4

v 1937 Ausguss einer Scharrspur von *Homalonotus* sp. – DAHMER: Taf. 33, Fig. 1a–b.

v 1937 Ausguss einer Liegespur von *Homalonotus* sp. – DAHMER: Taf. 33, Fig. 2.

Beschreibung: Kaffeebohnenförmige, bilobate Abdrücke, aufgebaut aus zwei Loben, die durch eine schmale Furche voneinander getrennt sind; einzelne Loben zeigen quer verlaufende, sich positiv erhebende Streifen. Maximale Länge der Spur: 9 cm, maximale Breite: 6 cm. Bei einem Exemplar (DAHMER 1937: Taf.33, Fig. 1a) divergieren die beiden Loben an einem Ende und laufen spitz zu. Erhaltung: positives Hyporelief.

Diskussion: Die meisten paläozoischen *Rusophycus* gehen auf sich eingrabende Trilobiten zurück (OSGOOD 1970, RINDSBERG 1994). Auf die Problematik der Unterscheidung zwischen *Rusophycus* und *Cruziana* wird bei SEILACHER (1970), KEIGHLEY & PICKERILL (1996) und SCHLIRF et al. (2001) eingegangen. Die diver-

gierenden Loben an einem Ende von *Rusophycus* sind ein häufig zu beobachtendes Phänomen und durch die Eingrabtiefe des Erzeugers bedingt (SCHLIRF et al. 2001).

5 Diskussion der Ergebnisse

Die im Unteren Taunusquarzit vorkommenden Spuren lassen sich verschiedenen Erzeugern zuordnen und spiegeln unterschiedliche Verhaltensweisen wider. Die vorkommenden Spurengattungen lassen sich nach SEILACHER (1967) der *Skolithos*- und der *Cruziana*-Ichnofazies zuordnen. Die *Skolithos*-Ichnofazies ist gekennzeichnet durch eine geringe Spurenvielfalt und eine niedrige Bioturbationsdichte sowie eine überwiegend senkrechte Orientierung der vorkommenden Spuren, die zumeist von Suspensionsfressern angelegt wurden. Diese Ichnofazies gilt als kennzeichnend für hochenergetische, marine Milieus mit mobilen Substraten (zusammengefasst aus BROMLEY 1999). Die *Cruziana*-Ichnofazies ist typisch für Bereiche zwischen normaler Wellenbasis und Sturmwellenbasis. Die Vielfalt der angelegten Spuren ist groß und ebenso auch das von ihnen widergespiegelte Verhalten. Im Gegensatz zur *Skolithos*-Ichnofazies sind in der *Cruziana*-Ichnofazies in gleichem Maße Baue von Suspensionsfressern als auch Sedimentfressern zu finden (zusammengefasst aus BROMLEY 1999). In den hier untersuchten Sedimenten treten Horizonte auf, in denen ausschließlich vertikal orientierte Baue von Suspensionsfressern (*Sabellarifex*, ?*Corophioides*, *Rosselia*) zu finden sind. Solche Horizonte sind charakteristisch für die *Skolithos*-Ichnofazies und können in sequenzstratigraphischen Analysen als Hinweise für Sequenzgrenzen gelten (SAVRDA 1995). In unserem Fall ist auf Grund der nur mäßigen Aufschlussverhältnisse leider keine sequenzstratigraphische Analyse des Profils möglich, die auftretenden Spurenhorizonte bleiben den Beweis ihrer Aussagekraft dahingehend schuldig. In anderen Horizonten findet sich eine Dominanz horizontal angelegter Spuren, die auf Sedimentfresser-Tätigkeiten (*Nereites*, *Phycodes*) und Lokomotion in Kombination mit Fressverhalten (*Protovirgularia*, cf. *Lophoctenium*) zurückgehen. Im Hinblick auf diese beiden unterschiedlichen Spurenvergesellschaftungen wird nachfolgend eine Interpretation versucht.

In Zeiten nach einer raschen Sedimentation und hochenergetischen Strömungsverhältnissen haben sich zunächst primäre Besiedler eingefunden, die einer Lebensweise als Suspensionsfresser nachgegangen sind und vertikal orientierte Baue angelegt haben. Mit der Zeit haben sich etwas niedriger energetische Bedingungen eingestellt; die Sedimentationsraten sind leicht zurückgegangen, was eine zunehmende Besiedlung durch Substratfresser begünstigt hat. Zwar sind auch in ersten Besiedlungsphasen bereits Substratfresser unter den Bewohnern, aber für gewöhnlich legen diese ihre Baue in den allerobersten Stockwerken des Sedimentes an. Bei den vorherrschenden Strömungsbedingungen und den mobilen Substraten haben die Spuren dieser Organismen ein nur sehr geringes Erhaltungspotential. Die Spuren der Suspensionsfresser hingegen werden in etwas tie-

feren Stockwerken angelegt und bleiben deshalb häufiger erhalten (zusammengefasst aus BROMLEY 1999). MÁNGANO & BUATOIS (1999) berichten, dass die *Cruziana*-Ichnofazies im Paläozoikum auch in intertidalen Ablagerungen zu finden ist, eine Beobachtung, die wir im Taunusquarzit auch machen konnten.

Die Untersuchungen der Spurenfauna haben gezeigt, dass im Unteren Taunusquarzit ein reges Treiben in einem flachen, tidal beeinflussten marinen Milieu geherrscht hat.

6 Zusammenfassung

Die seinerzeit von DAHMER (1934, 1937, 1938) erstmals systematisch beschriebenen Spurenfossilien aus dem unterdevonischen Taunusquarzit (Siegenstufe) vom Aussichtspunkt „Rossel" nahe Rüdesheim wurden unter neuen Gesichtspunkten überarbeitet. Unter den auftretenden Spurenfossilien konnten folgende Formen unterschieden werden: *Rosselia socialis* DAHMER, 1937, *Sabellarifex eifliensis* RICHTER, 1921, trichterförmige Spuren indet., ?*Palaeophycus serratus* MCCANN, 1993, *Palaeophycus tubularis* HALL, 1847, *Phycodes* isp., röhrenförmige Spur indet., *Helminthopsis* isp., ?*Nereites galladei* DAHMER, 1937, ?*Corophioides rosei* DAHMER, 1937, *Lockeia siliquaria* JAMES, 1879, ?*Lockeia* isp., cf. *Lophoctenium* isp., *Protovirgularia dichotoma* M'COY, 1850, *Protovirgularia rugosa* (MILLER & DYER, 1878), *Protovirgularia* cf. *rugosa* (MILLER & DYER, 1878), *Incisiphex rhenanus* DAHMER, 1937, *Rusophycus* isp. Die Erhaltung der Spurenfossilien ist zum großen Teil sehr gut, so dass in den meisten Fällen eine genaue Bestimmung möglich war. Dies ermöglichte auch eine Interpretation der Spuren bezüglich ihrer paläoökologischen Aussagekraft. Die hier behandelten Formen lassen sich verschiedenen Erzeugern zuordnen und spiegeln unterschiedliche Verhaltensmuster wider. Nach einer von SEILACHER (1967) eingeführten archetypischen Klassifikation lassen sich die Spurenfossilen der *Skolithos*- und *Cruziana*-Ichnofazies zuordnen. Zusammen mit sedimentologischen Befunden konnte der Ablagerungsraum wie folgt charakterisiert werden: In Zeiten nach einer raschen Sedimentation und hochenergetischen Strömungsverhältnissen (sedimentologisch gekennzeichnet durch bis zu 50 cm mächtige, planar bzw. trogförmig schräggeschichtete Mittel- bis Feinsandsteine, deren Schrägschichtungsblätter teilweise mit Tonhäutchen überzogen sind) haben sich zunächst primäre Besiedler eingefunden, die einer Lebensweise als Suspensionsfresser nachgegangen sind und vertikal orientierte Baue angelegt haben. Mit der Zeit haben sich etwas niedriger energetische Bedingungen eingestellt (sedimentologisch charakterisiert durch zunehmenden Tongehalt der Sedimente); die Sedimentationsraten sind leicht zurückgegangen, was eine zunehmende Besiedlung durch Substratfresser begünstigt hat, deren Baue zumeist horizontal angelegt wurden.

Demnach lässt sich feststellen, dass im Unteren Taunusquarzit eine diverse Lebensgemeinschaft in einem flachen, marinen, tidal beinflussten Milieu gelebt und ihre Spuren hinterlassen hat.

7 Danksagung

Unser Dank gilt ganz besonders Frau Dr. Heidelberger und Herrn Anderle für die freundliche Unterstützung im Gelände, bei der Vorbereitung des Geländeaufenthalts sowie für eine sehr gelungene Einführung in die Geologie des Taunus. Ein herzliches Dankeschön geht auch an die Herren Geller-Grimm und Heinrich für die hervorragende Hilfe beim Auffinden bislang unbekannter Stücke und für die sehr zuvorkommende „Bewirtung“ im Naturkundemuseum in Wiesbaden. Vielen Dank an Herrn Prof. Dr. Toussaint für die Überarbeitung des Manuskripts. Arbeiten wie diese wären ohne die tatkräftige Unterstützung solcher Helfer nicht möglich.

8 Literaturverzeichnis

D'ALLESSANDRO, A. (1981): Processi tafonomici e distribuzione delle tracce fossili nel Flysch di Gorgolione (Appenino Meridionale). – Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia **87**, 511-560; Mailand.

BROMLEY, R.G. (1999): Spurenfossilien: Biologie, Taphonomie und Anwendungen. – 347 S.; Berlin (Springer).

BROMLEY, R. G. & ASGAARD, U. (1979): Triassic freshwater ichnocoenoses from Carlsberg Fjord, East Greenland. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **28**, 39-80; Amsterdam.

BUATOIS, L.A., MÁNGANO, M.G., MAPLES, C.G. & LANIER, W.P. (1998): Taxonomic reassessment of the ichnogenus *Beaconichnus* and additional examples from the Carboniferous of Kansas, U. S. A. – Ichnos, **5**(4), 287-302; Amsterdam.

DAHMER, G. (1934): Die Fauna der Seifener Schichten (Siegenstufe). – Abhandlungen der Preußischen Geologischen Landesanstalt, Neue Folge **47**, 91 S.; Berlin.

DAHMER, G. (1937): Lebensspuren aus dem Taunusquarzit und den Siegener Schichten (Unterdevon). – Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin **57** (für 1936), 523-539; Berlin.

DAHMER, G. (1938): Fährten, Wohnbauten und andere Lebensspuren mariner Tiere im Taunusquarzit des Rheintaunus. – Jb. Nass. Ver. Naturkde. **85**, 64-79; Wiesbaden.

DALRYMPLE, R.W. (1992): Tidal depositional systems. – In: WALKER, R.G. & JAMES, N.P. (eds.): Facies Models – Response to Sea Level Change – S. 195-218; Ottawa (Geological Society of Canada).

EHRENBERG, K.–H. (1968): Taunusquarzit. – In: EHRENBERG, K.–H., KUPFAHL, H.–G. & KÜMMERLE, E.: Erläuterungen zur geologischen Karte von Hessen 1 : 25 000, Blatt 5913 Preßberg: S. 40–49; Wiesbaden.

EKDALE, A.A. & BROMLEY, R.G. (2001): A day and a night in the life of a cleft-foot clam: *Protovirgularia–Lockeia–Lophoctenium*. – Lethaia **34**, 119-124; Oslo.

FILLION, D. & PICKERILL, R.K. (1990): Ichnology of the Upper Cambrian? to Lower Ordovician Bell Island and Wabana groups of eastern Newfoundland, Canada. – Palaeontographica Canadiana **7**,119 S.; Toronto.

FU, SHAOPING (1991): Funktion, Verhalten und Einteilung fucoider und lophocteniider Lebensspuren. – Courier Forschungsinstitut Senckenberg **135**, 79 S.; Frankfurt a. M.

FÜRSICH, F.T. (1974): On *Diplocraterion* Torell 1870 and the significance of morphological features in vertical, spreiten-bearing, U-shaped trace fossils. – Journal of Paleontology **48**, 11-28; Lawrence, Kansas.

GOLDRING, R. & SEILACHER, A. (1971): Limulid undertracks and their sedimentological implications. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen **137**, 422-442; Stuttgart.

HAHN, H.-D. (1990): Fazies grobklastischer Gesteine des Unterdevons (Graue Phyllite bis Taunusquarzit) im Taunus (Rheinisches Schiefergebirge).– Dissertation, Philipps–Universität Marburg, 1-173; Marburg (Selbstverlag).

HALL, J. (1847): Palaeontology of New York. Volume I. – 338 S., 87 Taf; Albany (C. Van Benthuysen).

HAN, Y. & PICKERILL, R.K. (1995): Taxonomic review of the ichnogenus *Helminthopsis* HEER 1877 with a statistical analysis of selected ichnospecies. – Ichnos **4**, 83-118; Yverdon.

JAMES, U.P. (1879): Description of new species of fossils and remarks on some others from the Lower and Upper Silurian rocks of Ohio. – The Paleontologist **3**, 17-24; Cincinnati.

JENSEN, S. (1997): Trace fossils from the Lower Mickwitzia sandstone, south-central Sweden. – Fossils and Strata **42**, 110 S.; Oslo.

KEIGHLEY, D.G. & PICKERILL, R.K. (1996): Small *Cruziana, Rusophycus*, and related ichnotaxa from eastern Canada: the nomenclatural debate and systematic ichnology. – Ichnos **4**, 261-285; Yverdon.

KEIGHLEY, D.G. & PICKERILL, R.K. (1995): The ichnotaxa *Palaeophycus* and *Planolites*: historical perspectives and recommendations. – Ichnos **3**, 301-309; Yverdon.

MÁNGANO, G. & BUATOIS, L (1999): Ichnofacies models in Early Paleozoic tide–dominated quartzites: onshore–offshore gradients and the classic Seilacherian paradigm. – Acta Universitatis Carolinae – Geologica **34**(1/2), 151-154; Prag.

MARTINO, R.L. & CURRAN, H.A. (1990): Sedimentology, ichnology, and paleoenvironments of the Upper Cretaceous Wenonah and Mt. Laurei Formations, New Jersey. – Journal of Sedimentary Petrology **60**(1), 125-144; .Tulsa, Oklahoma.

MCCANN, T. (1993): A *Nereites* ichnofacies from the Ordovician-Silurian Welsh Basin. – Ichnos, **3**, 39-56; .Chur

M'COY, F. (1850): On some genera and species of Silurian Radiata in the collection of the University of Cambridge. – Annals and Magazine of Natural History, Series 2, **6**, 270-290; London.

MILLER, S.A. & DYER, C.B. (1878): Contributions to Paleontology, No. 2. – 11 S.; Cincinnati, Ohio (Selbstsverlag).

NARA, M. (1997): High-resolution analytical method for event sedimentation using *Rosselia socialis*. – Palaios **12**, 489-494; Tulsa, Oklahoma.

NARA, M. (1995): *Rosselia socialis*: a dwelling structure of a probable terebellid polychaete. – Lethaia **28**, 171-178; Oslo.

OSGOOD, R.G.J. (1970): Trace fossils of the Cincinnati area. – Palaeontographica Americana **6**, 281-444; Ithaca, New York.

PEMBERTON, S.G. & FREY, R.W. (1982): Trace fossil nomenclature and the *Planolites–Palaeophycus* dilemma. – Journal of Paleontology **56**, 843-881, Lawrence, Kansas.

PICKERILL, R.K. & PEEL, J.S. (1990): Trace fossils from the Lower Cambrian Bastion Formation of North-East Greenland. Grønlands Geologiske Undersøgelse, Rapport **147**, 5-43; Kopenhagen.

POLLARD, J.E. (1981): A comparison between the Triassic trace fossils of Cheshire and South Germany. – Palaeontology **24**, 555-588; London.

RICHTER, R. (1920): Ein devonischer „Pfeifenquarzit", verglichen mit der heutigen „Sandkoralle" (*Sabellaria*, Annelidae). – Senckenbergiana **2**, 215-236; Frankfurt a. M.

RICHTER, R. (1921): *Scolithus*, *Sabellarifex* und Geflechtquarzite. – Senckenbergiana **3**, 49-52; Frankfurt a. M.

RINDSBERG, A.K. (1994): Ichnology of the Upper Mississippian Hartselle Sandstone of Alabama, with notes on other Carboniferous Formations. – Geological Survey of Alabama, Bulletin **158**, 1-107; Tuscaloosa, Alabama.

SAVRDA, C.E. (1995): Ichnologic applications in paleoceanographic, paleoclimatic, and sea–level studies. – Palaios **10**, 565-577; Lawrence, Kansas.

SCHLIRF, M. (2000): Upper Jurassic trace fossils from the Boulonnais (northern France). – Geologica et Palaeontologica **34**, 145-213; Marburg.

SCHLIRF, M., UCHMAN, A. & KÜMMEL, M. (2001): Upper Triassic (Keuper) non-marine trace fossils from the Haßberge area (Franconia, south–eastern Germany). – Paläontologische Zeitschrift **75**(1), 71-96; Stuttgart.

SEILACHER, A. (1970): Cruziana stratigraphy of 'non-fossiliferous' Palaeozoic sandstones. – Geological Journal, Special Issue **3**, 447-476; Liverpool (Seel House Press).

SEILACHER, A. (1967): Bathymetry of trace fossils. – Marine Geology **5**, 413–428; Amsterdam.

SEILACHER, A. (1964): Biogenic sedimentary structures. – In: IMBRIE, J. & NEWELL, N. (eds.): Approaches to Paleoecology. – S. 296-316; New York (John Wiley & Sons).

SEILACHER, A. (1955): Spuren und Lebensweise der Trilobiten. – In: SCHINDEWOLF, O.H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Beiträge zur Kenntnis des Kambrium in der Salt Range (Pakistan). – Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz, Abhandlungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse **10**, 343-372; Wiesbaden.

SEILACHER, A. (1953): Studien zur Palichnologie II. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh. **98**, 954-960; Stuttgart.

SEILACHER, A. & SEILACHER, E. (1994): Bivalvian trace fossils: A lesson from actuopaleontology. – Courier Forschungsinstitut Senckenberg **169**, 5-15; Frankfurt a. M.

UCHMAN, A. (1998): Taxonomy and ethology of flysch trace fossils: A revision of the MARIAN KSIĄŻKIEWICZ collection and studies of complementary material. – Annales Societatis Geologorum Poloniae **68**(2–3), 105-218; Warschau.

UCHMAN, A. (1995): Taxonomy and palaeoecology of flysch trace fossils: The Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, Northern Apennines, Italy). – Beringeria **15**, 3-115; Würzburg.

UCHMAN, A. & KRENMAYR, H.G. (1995): Trace fossils from Lower Miocene (Ottnangian) molasse deposits of Upper Austria. – Paläontologische Zeitschrift, **69**, 503-524; Stuttgart.

WALTER, R. (1992): Geologie von Mitteleuropa. – 561 S.; Stuttgart (Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung).

WETZEL, A. & BROMLEY, R.G. (1996): A re-evaluation of the ichnogenus *Helminthopsis* HEER, 1877 – new look at the type material. – Palaeontology **39**, 1-19; London.

MICHAEL SCHLIRF
Institut für Paläontologie der Universität Würzburg
Pleicherwall 1
D-97070 Würzburg
e-mail: michael.schlirf@mail.uni-wuerzburg.de

MASAKAZU NARA
Ehime University, Center for Marine Environmental Studies
Division of Marine Geology and Benthos Ecology
2–5 Bunkyo–Cho
Matsuyama 7908577
Japan
e–mail: masa@sci.ehime-u.ac.jp

ALFRED UCHMAN
Jagiellonian University
Instiute of Geological Sciences
Oleandry 2a
PL-30-063 Kraków
Poland
e–mail: Fred@ing.uj.edu.pl

Manuskripteingang: 06.07.2002